

以发育模块重复征用和整合为基础的进化创新机制^{*}

张彦, 朱珠, 杨继^{**}

(复旦大学进化生物学研究中心, 上海 200433)

摘要: 进化新征的起源和分化是进化发育生物学研究的核心问题。通过对多细胞生物早期发育调控机制的比较分析, 发现亲缘关系较远的生物所共有的一些形态特征受保守的发育调控程序调节 (深同源性)。许多创新性状的发生是基于对预先存在的基因或发育调控模块的重复利用和整合。发育基因调控网络在结构和功能上高度模块化, 因此不仅可以通过模块拆分和重复征用改变发育程式, 而且也增强了调控网络自身的进化力。研究基因调控网络和发育系统的进化动态将有助于更深入地认识生物演化过程中创新性状发生和表型进化的分子机制。

关键词: 发育模块; 重复征用; 进化创新

中图分类号: Q 111, Q 756

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2012)03-222-09

Evolutionary Innovation Based on Co-option and Integration of Developmental Modules

ZHANG Yan, ZHU Zhu, YANG Ji^{**}

(Center for Evolutionary Biology, Fudan University, Shanghai 200433, China)

Abstract: The origin and diversification of evolutionary novelties is one of the key issues in evolutionary developmental biology. Comparative analyses of the genetic mechanisms controlling early development of multicellular organisms have revealed that many morphological traits that are shared between distantly related organisms were controlled by conserved gene regulatory machinery (deep homology). The evolution of novel morphological traits often involves the co-option of pre-existing genes and/or genetic regulatory circuits. Developmental gene regulatory networks are structurally and functionally modular. The property of modularity not only allows to alter development through dissociation and co-option of individual modules, but also enhances the evolvability of the network. Studying the evolutionary dynamics of gene networks and the evolution of development will extend our understanding of the mechanistic relationships between the processes of individual development and phenotypic change during evolution.

Key words: Developmental modules; Co-option; Evolutionary innovation

自然界不同生物类群为什么会表现不同的形态和体制 (body plan) 特点? 生物演化过程中关键创新 (key innovation) 性状发生的基础是什么? 哪些因素驱动了生物的形态和适应性分化? 这些问题是进化生物学研究的核心问题。从早期的比较形态学、比较解剖学和比较生理学,

到后来的比较基因组学, 人们一直致力于对形态发生和进化机制的探索, 试图通过对不同层次生命现象的比较分析、通过基因型与表型的关联分析了解生物进化过程中新性状发生的原因和机制。事实表明, 基于形态和基因序列的比较分析能为揭示不同生物类群的演化关系提供有力的证

^{*} 基金项目: 国家自然科学基金 (30870177)

^{**} 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: jiyang@fudan.edu.cn

收稿日期: 2012-02-10, 2012-04-14 接受发表

作者简介: 张彦 (1987-) 男, 硕士, 主要从事植物进化生物学研究。E-mail: adzthero@gmail.com

据,但不能提供基因型到底如何调控表型表达的信息,无法从具体机制上解释在不同进化时期出现的适应不同环境的全新构造是如何产生的,无法解释为什么有些物种的全基因序列相似度达99%但却显示明显的形态差异,因而无法从根本上阐明生物形态进化的机制。

20世纪末,进化-发育生物学(Evolutionary Developmental Biology, Evo-Devo)的发展为研究生物形态进化的机制提供了一条新的途径。从分子水平对生物发育机制的研究揭示了在生物进化过程中,一些关键性状的产生主要是基于个体发育模式或发育途径的改变。不同生物类群间的形态差异,无论是单个性状还是形体结构式样(体制)都可追溯到发育事件在时间或空间上的变化(Brakefield, 2006)。因此,探索生物形态进化的机制,关键是要了解控制个体形态发生的发育程式和发育机制在进化中是如何被修饰的,要关注从基因到表型的中间环节,要研究发育系统的进化。

生物体是一个非常复杂的系统,各种结构的发生以及每一个发育步骤都受到精细的调控,这是形成有序结构并维持系统稳定性的基础。那么在演化过程中,发育系统通过什么方式在维持系统整体结构稳定的情况下发生变化,进而导致新性状的发生呢?目前有很多例证显示发育系统实际是一个高度模块化的系统,发育系统本身以及发育过程都具有集约化的特征(Von Dassow 和 Munro, 1999; Bolker, 2000; 樊启昶和白书农, 2002)。模块(module)通常用于表示能够被拆分和组装的基本结构单元,但在发育系统中也用于表示一些相对独立的发育程序(developmental program)或功能进程(process)单元。不同的发育程序或功能模块可以被重复征用(co-option),并以不同级联方式串联或套叠在一起形成不同类型的发育系统;不同功能模块整合方式的改变或异时序(heterochrony)表达会引发规模性的发育轨迹和发育方向的改变,进而导致产生“进化新征”(evolutionary novelty)以及具有明显形态差异的不同生物类群的分化(Ganfornina 和 Sánchez, 1999; Sanetra 等, 2005)。因此,对生物形态进化机制的探索,最终归结到对不同发育系统中发育程序模块组成、级联方式以及与

其相关联的基因调控网络的研究。通过研究不同生物基因组中发育调控基因的分布和变异式样,研究不同进化谱系中与不同发育程序相关的主控基因与其下游基因的关联特征,建立基因转录调控网络模型并进行网络比对分析,在系统的框架下认识和揭示影响网络特性形成并促进新的生命现象或新器官发生的关键调控因子,重建发育系统进化的历史,在此基础上,阐明形态进化的分子基础和机制。

本文将从发育调控网络结构、发育调控基因或模块的重复征用、发育系统的可塑性以及进化-发育的驱动力等四个方面阐述发育系统和发育调控网络研究对认识生物演化过程中创新性状发生机理的意义。

1 发育模块与发育调控网络

Gilbert (2000)明确提出:模块化(modularity)是籍发育而进化的先决条件。模块化概念的提出为从发育层面理解生物形态发生和进化机制提供了一个新方向。从系统生物学角度分析,不仅生物有机体可被视为由一系列基本结构单元或元件在不同层次(分子水平、细胞水平、组织器官水平)根据等级制(hierarchy)原则组成的模块系统,生物个体发育过程也是由一系列功能或进程模块按严格时空秩序整合而成的层次互作模块阵列(level-interactive modular array)(Dyke, 1988),这些功能模块包括不同的信号转导通路、代谢途径、器官发育程序等,各模块具有一定的自主性并执行相对独立的功能。例如,对于果蝇眼发育的研究表明,一个眼发育关键基因eyeless的异位表达可以诱导果蝇在身体其它部位,包括翅、足和触须上长出眼的结构。除了没有和视神经的联系以外,这种异位的眼具有相当完整的眼的结构,包括角膜、色素细胞和感光细胞,并且具有感光反应;与此同时,有异位眼产生的附肢的生长并没有受到大的影响,仍然具有完整的结构,说明与眼形成有关的发育模块与附肢发育模块之间有很高的独立性(Halder 等, 1995; Chow 等, 1999)。发育系统的模块化使得生物体各部分之间以及各个发育过程之间的联系并非是密不可分的,各模块可半自主地执行功能,也可以在进化过程中独立地发生变异而不影

响其它部分的形态和功能,从而为发育系统的演化提供了基本条件。

在分子水平,发育过程表现为成千上万个基因的时空特异性表达。基因在不同发育阶段以及在不同细胞、组织、器官中的特异性表达与转录调控因子在不同时间、空间的组合状态以及不同转录调节因子彼此之间、转录调节因子对下游靶基因的调控关系密切相关,基因之间这种相互调控的关系形成一个复杂的调控网络,控制着发育过程的有序进行。根据网络的组织结构方式可以把发育调控网络分为调控元件 (regulatory element)、网络基序 (network motif)、功能模块 (functional module) 和基因调控网络 (gene regulatory network) 四个不同层次 (Babu 等, 2004)。其中, 转录因子 (反式作用因子) 通过对靶基因顺式作用元件 (*cis*-acting element) 的识别和相互作用激活或抑制基因表达, 决定网络不同节点基因之间的连接模式及其调控关系, 是网络构成的基本要素; 网络基序定义为在网络不同位置重复出现的特定的相互连接模式, 代表转录因子和靶基因之间相互调控关系的特定模式, 不同网络基序表示不同的调控信号传导方式或反馈回路, 是基因调控网络的基本结构单元; 功能模块是比网络基序更高层次的组成单元, 由多个基序相互关联、嵌套形成, 也可理解为与实现某一功能相关的基因在拓扑结构上的相关性; 由于在发育调控系统中, 每个基因的表达都会受到多种上游输入信息的调控, 且其表达产物有可能会同时影响多个下游靶基因的表达, 不同发育调节基因、网络基序和功能模块因此而连接成一个巨大的具有非线性拓扑结构的调控网络。发育系统中每一个发育程序模块对应一个相对独立的基因调控模块, 每个基因调控模块含有一些特征性的基因, 即只在这个模块中表达并起作用的基因。尽管部分基因具有多效性 (pleiotropy), 可以在多个模块中表达发挥相似或不同的功能, 但总的来说一个模块中表达的基因以及这些基因的共表达关系常常是特征性的, 不同基因调控模块的输出结果为不同发育进程提供信息, 包括各种生理代谢过程、细胞分化过程和形态发生等。

Davidson 和 Erwin (2006) 认为在发育基因调控网络中, 不同功能模块所处的位置不同, 其

对形态发生和体制进化的影响水平和层次也不一样。居于网络核心位置的模块通常属于核心调控模块 (kernel), 是由一组保守的、相互关联并共同行使某个特定发育调控功能的基因组成的调控线路, 该模块基因发生突变可能引发生物形态结构上的巨大改变, 导致具有明显不同体制特点的生物门类的分化。与细胞终末分化及最终功能相关的基因通常位于整个调控网络的外围, 形成网络的外围模块 (periphery modules), 这些基因一般不会进一步调节更下游基因的表达, 外围模块基因突变主要影响物种形成 (speciation) 过程或种内变异水平。在核心模块与外围模块之间存在一系列执行特定功能并具有“即插即用” (plug-ins) 性质的支路 (subcircuit) 或模块, 它们常常在不同发育程序和进程中被重复利用, 彼此之间通过物质和信息输入或输出相互影响, 以维持模块的运转并形成一整体, 这些模块之间级联方式的改变会对细胞分化式样以及发育程式的构建产生显著影响。

2 发育调控基因和调控模块的保守性与重复征用

对基因组数据进行比较分析的结果显示, 在不同类群生物基因组中存在大量直系同源 (orthologous) 基因, 其中有些基因不仅在序列组成和结构上具有很高的相似性, 在功能上也是高度保守的, 并且在进化过程中保持了稳定的相互作用关系, 表现出协同进化 (co-evolution) 的趋势。例如, 在大肠杆菌中曾发现一个由 71 种蛋白质形成的有 154 个连接的相互作用网络, 后来发现这些蛋白质不仅在各种细菌中都很保守, 而且彼此紧密连接形成一个核心网络 (Butland 等, 2005)。真核高等生物在形态结构和生活方式等方面差异很大, 但组成不同生物有机体的细胞类型很相似。例如, 组成动物机体的肌肉细胞、神经细胞等, 每一类细胞有各自独特的结构和代谢特征, 但不同物种间的同类细胞是相似的, 暗示着尽管经历了几亿年的演化过程, 决定细胞分化类型的调控基因以及以调控关系为基础构建的调控模块是保守的。Davidson 和 Erwin (2006) 认为控制细胞分化的调控模块代表了生物发育调控网络中最古老、最保守的部分。

但比较基因组分析的结果也显示有些直系同源基因(尤其是发育调控基因)虽然在不同类群生物基因组中存在,并且都能表达,但表达的结果以及对形态建成的影响并不相同。例如,*LEC1* 基因一直认为是种子成熟发育的关键调控基因,该基因突变将影响贮藏物质的积累和脱水耐性的获得,改变种子成熟发育程序,导致后期萌发生长的过程在胚胎发生过程尚未完成时就开始启动,表现“异时序”(heterochronic)发育的式样。研究发现 *LEC1* 基因虽是引导植物发育进入“种子程序”的关键调控因子,但并非种子植物所特有,*LEC1* 在蕨类植物基因组中就已经出现,并在干旱胁迫响应反应中发挥作用。*LEC1* 由早期作为环境应答基因出现,到后来进化成为种子发育关键调控基因,是基因重复征用的结果(Xie 等, 2008)。类似的有 *NK2* 基因家族成员被认为是心脏发育的关键调控因子,但该家族基因实际在没有心脏器官的刺细胞动物(如珊瑚虫和海葵)中就已出现,远早于心脏器官的发生时间(Srivastava 和 Olson, 2000; Buckingham 等, 2005)。King 等(2008)对单细胞生物领鞭毛虫(*Monosiga brevicollis*)的基因组进行了全测序,他们在该物种基因组中发现很多基因编码多细胞动物特有的蛋白分子,如细胞粘附分子、信号蛋白等;Alié 和 Manuel(2010)则在领鞭毛虫体内发现了 13 个控制神经元细胞突触发育的基因。尽管目前没有确切证据表明这些基因和蛋白分子在单细胞生物生命活动中的作用,但可以肯定的是单细胞祖先身上已经存在建造多细胞机体所必需的基因,演化机制只是借用了这些基因来完成一项新的任务——建造越来越复杂的机体。

对既存“元件”的征用不仅仅局限于基因水平,发育调控系统还能通过直接征用祖先保守的调控子网络或既存模块,稍加修饰后使其在新的发育环境下表达,发挥新的功能。在脊椎动物进化过程中,前肢结构发生了明显改变,从善于潜泳的鳍到适合在陆地行走的四肢,再发展成为助蝙蝠在空中飞翔的翼,看似迥异的结构却有着共同的传承,它们的近端骨(肱骨、尺骨、桡骨)的发育受相似的 *Hox* 基因核心调控网络的调节,但通过整合新的 *Hox* 家族成员和发育程序

导致远端骨(掌骨和指骨)及相关组织的分化并表现不同的式样,“老骨头”被一步一步派上新用场(Zimmer, 2006)。从“眼睛”的进化路线图中也能看到征用既存“元件”的痕迹。不同门类动物眼睛的解剖构造、形态发生途径和光感受通道是如此泾渭分明,以至于长期以来一直认为眼睛是多次独立起源的(Land 和 Nilsson, 2002; Oakley 和 Cunningham, 2002; Kozmik, 2008),脊椎动物的眼睛发育自脑泡的外突,而头足动物和昆虫的眼睛发育自外胚层形成的结构,它们的神经及光受体细胞的空间定位也是相反的。但尽管如此,Arendt 和 Wittbrodt(2001)及 Arendt 等(2004)的研究表明所有动物眼睛的感光细胞和视蛋白感光分子都可归于同一源头,不同感光系统光信号接受和转化的生化机制完全一致,不同动物与眼睛发育相关的特异细胞的分化都受 *Pax-6* 基因调控。也就是说在脊椎动物和无脊椎动物的共同祖先那里视觉受器的基本形态和分子特征已经被“调置”好了,只是由于发育设计的不同,保守的核心细胞过程在不同进化谱系中以不同方式被征用、平行演化发展成为不同类型的眼睛(Arendt, 2003; Vopalensky 和 Kozmik, 2009)。对这些性状而言,从目前的形态、结构或功能上无法直接察觉不同性状或不同性状状态的“同源”属性,但如果从进化和发育的动态层面分析这些性状或性状状态发生的分子机制就能发现它们的“共祖”特性,这种深层次的同源属性(deep homology)反映了生长和分化过程的同源,是以重复“征用”和共享进化上保守的核心发育调控模块为基础的(Shubin 等, 2009; Scotland, 2010)。

因此,探讨形态发生和进化的机制不能仅仅关注基因组中是否存在某些特殊的发育调控基因以及这些基因是否表达,关键要通过建立调控网络模型了解发育调控基因在不同发育系统中被“征用”的模式、与其他基因的互作关系以及表达输出的结果与哪些生物学过程或发育程序关联。另一方面,不同类群生物的表型特征可以不同,但不同的表型并不意味着在控制表型发育的遗传调控网络中不存在同源的、保守的发育调控模块,这些保守的调控模块并不是专为某种特定目的而设计的,它们可以衍生出多种用途,就象

Gilbert (2000) 调侃的那样, “一枝铅笔当然可以用来写字, 但它也可以被用作牙签、匕首、打孔器或击鼓槌”。从进化-发育角度对性状发育机制的深入分析不仅揭示了隐藏在不同类群生物或不同器官发育程序中以共享遗传调控通路为基础的“深同源性”, 而且揭示了生物演化过程中出现的许多创新性状并非“从头”(*de novo*) 发生的全新结构, 而在很大程度上是对预先存在的“元件”或模块重复利用和整合的结果。

3 发育系统的可塑性与进化

发育系统的模块性以及不同功能模块的可拆分性、可重复征用特性赋予发育系统很高的可塑性, 为发育系统的进化以及由发育式样改变介导的创新性状的发生奠定了基础。发育系统的可塑性通过发育调控网络在不同层次的变化表现出来:

(1) 组成发育调控系统的不同模块有一定的自主性和进化保守性, 但并不是说所有发育调控模块的结构都是一成不变的, 在进化过程中, 同源发育调控模块可能因为基因突变、新基因的补充 (recruitment) 或基因丢失等因素而发生歧化, 导致发育进程发生相应改变。有关动物 *Hox* 基因族的研究提供了一个典型的例证。*Hox* 基因在后生动物基因组中普遍存在, 具有高度的同源性, 并且执行类同的发育功能——控制胚胎前-后体轴的分化以及对应于胚胎各体节的不同成体器官的发生, 但不同动物 *Hox* 基因族中 *Hox* 同源基因的类型、数量不完全相同, 而且在脊椎动物基因组中发展出 4 套不完全相同的同源 *Hox* 基因族共同参与器官分化调控, 导致不同物种类同的成体器官在形态和结构上表现明显的多样性, *Hox* 基因突变或易位表达则会导致同源异型突变体 (homeotic mutant) 的产生 (Ferrier 和 Holland, 2001; Pearson 等, 2005; Kuraku 和 Meyer, 2009)。植物中控制花器官发育的调控模块也表现类似的特点, 按照经典 ABC 模型, 花器官是由 A、B 和 C 三类器官特征基因共同表达的结果, A 类基因单独控制萼片的形成, A 类和 B 类基因联合控制花瓣的发育, B 类和 C 类基因共同决定雄蕊的形成, C 类基因单独调控心皮的形成, 但在进化过程中, A、B 和 C 类基因都经历了一系列重复 (gene duplication) 和随后的亚功能化/

新功能化过程, 增加了花发育调控网络的复杂性, 进而促进了核心真双子叶植物花部形态的多样化 (张剑等, 2007)。

(2) 发育调控网络中不同模块的联络和组合方式也不是一成不变的。在演化过程中, 新的主控基因 (master gene) 的产生或转录因子互作关系的改变不仅会影响发育系统中不同发育程序或模块的连接方式, 而且能促进对新的发育模块的征用和整合, 形成新的发育通路, 进而打破原有的“发育制约” (developmental constrain), 改变个体发育轨迹, 导致产生显著的“进化创新” (Page, 2012; McCune 和 Schimmenti, 2012; Monteiro, 2012)。在陆生植物进化史中, “种子程序”的建立无疑代表一个新的发育模块的出现。比较不同陆生植物的生活史可以看出, 胚胎发生 (embryogenesis) 过程并非种子植物所特有, 在苔藓植物和蕨类植物生活史中也存在胚胎发生的过程, 不同于种子植物的是它们只有早期形态发生的阶段, 而没有后期的成熟阶段, 因而也不形成种子, 幼胚直接发育为成熟孢子体。因此, 从系统发育的角度看, 种子的形成实际是由于在早期孢子体发育程式中、在胚胎发生的后期插入了一个种子成熟发育模块 (Harada, 1997), 该模块的插入导致形态建成过程暂时中断, 以脱水和休眠方式度过严寒或干旱季节, 待条件合适时种子萌发, 幼胚随之重新进入形态建成过程并完成整个生活周期, 从而为种子植物广泛适应不同陆地生境奠定了基础 (Langdale, 2008; Pires 和 Dolan, 2012)。

(3) 多细胞生物的发育虽是一个高度程序化的过程, 并具有遗传的稳定性, 但发育程式的表达并不是固定不变的; 相反, 在长期进化过程中, 发育系统获得了对环境的应变能力, 会随着体内外环境的变化改变发育途径。尽管环境改变对发育的影响曾长期被认为是讨厌的“噪音” (environmental noise) (Sultan, 1992, 2000), 但事实上生物体本身就是一个不断受到内外环境信号影响而调节基因表达的发育系统 (Dusheck, 2002; Bradshaw, 2006)。由环境改变引起发育途径改变的现象在生物界普遍存在, 最典型的是环境影响性别分化的现象。许多爬行动物个体的性别由孵化时的温度决定, 而有些软体动物 (如

蜗牛)的性别则由个体在叠加群体中的位置决定,占据下位的个体发育成雌性,而处于上位的个体发育成雄性。此外,蚁类昆虫因喂食的区别而发育成截然不同的工蚁或蚁王也体现了环境对发育过程的影响。目前认为在发育水平有两种不同的响应环境变化的途径,即表型调整(phenotypic modulation)和发育转变(developmental conversion)(Schlichting 和 Pigliucci, 1995)。表型调整通常被认为是一种“被动”反应,由环境因子直接对性状的发育产生影响,其变异程度与环境刺激成比例,且多数情况下表现为连续性的变异。例如营养物丰富程度对个体大小的影响;而发育转变是基于对发育程序的调整,转换个体发育轨迹,产生与环境刺激不成比例的离散表型,因而意味着一个全新的开始。发育转变常常导致在表型上出现非遗传多型性(polyphenism),例如蜘蛛蝶(*Araschnia levana*)的温度依赖的非遗传多型性(由幼虫时期昼夜长短和温度决定的截然不同的季节表型)(Windig 和 Lamm, 1999)和两栖性植物的异形叶现象(Wells 和 Pigliucci, 2000),发育转变是发育可塑性表现的基础。

由于组成发育调控系统的模块是一种开放性元件(模块的组成和结构可以发生改变),而且不同模块整合成发育调控网络的级联方式也是可塑的,因此决定了发育调控系统本身具有一定的动力学特征和变异趋势。从分子机制上看,调控网络的结构以及调控模块内不同节点基因间相互调控的关系与发育调控基因顺式调控元件的进化动态密切相关(Erwin 和 Davidson, 2009; Lavoie 等, 2010; Peter 和 Davidson, 2011)。顺式调控元件序列可能由于碱基突变、插入等原因导致丢失原有调控位点或获得新调控位点,进而改变原有基因间的调控关系;由转座导致的基因在基因组中位置或基因组环境的改变也会影响基因的调控序列以及不同基因的共表达式样和互作关系;此外,基因和基因组倍增(duplication)也是影响发育调控网络动态变化的一个重要因素(Rosin 和 Kramer, 2009)。由基因倍增产生的冗余转录因子经过亚功能化或新功能化过程可能在不同发育区域、不同发育阶段以不同方式征用既存的调控模块或元件,构建新的发育程序;而由基因组

倍增导致的冗余模块的出现允许在不破坏其它部分功能和稳定性的情况下发生分化,并在不同发育程序中被分别征用,为新的结构或功能的发生奠定基础。另一方面,目前有数据显示处在发育调控网络不同节点位置的基因可能受到不同程度的进化约束(evolutionary constraint),表现不同的进化速率、表达水平和协同进化特性,核心调控模块基因的进化速率明显低于“即插即用”模块或外围模块基因(He 和 Deem, 2010),模块内中心连接基因(hub gene)受到更高的进化约束,而模块间中心连接基因更易变化(Han 等, 2004; Fraser, 2005),并且同一基序或模块的成员往往趋向具有共进化、共表达的特性(Fraser 和 Hirsh, 2004; 刘中扬等, 2009),暗示发育调控网络的进化变革趋向于通过改变模块间而非模块内基因相互作用而实现。

4 进化-发育的驱动力

自然界的生物千姿百态,它们的发育方式也各不相同。从进化-发育生物学角度对不同类群生物性状发育机制的比较分析,揭示了许多高等生物特有性状的核心发育程式可以追溯到远古以至单细胞生物阶段,一些亲缘关系相差很远的生物在器官发育调节和基因利用式样上拥有高度的同源性,暗示着与多细胞有机体构建相关的基本“元件”早已潜伏存在,进化过程的实质在于发展一种有效的调节机制把这些“元件”按不同程式整合在一起形成不同的发育程序,即便是一些复杂的器官系统也能基于发育调控因子的作用,通过改变不同发育元件或模块的级联方式独立地发生(樊启昶和白书农, 2002)。有不同学者曾经表述过一个相似的观点,即进化过程无非就是利用手头已有的材料(或称“分子工具箱”)进行随意的拼接,变变花样,然后看看日子是不是好过些了。要是没什么改进就淘汰出局,如果确实提高了适应性就保留下来,然后继续变化(Jacob, 1977; Zimmer, 2006)。生物体复杂结构和复杂性状的产生就如同盖房子一样,基本的建筑元件——砖块是一样的,但按不同方式把它们堆砌起来就形成了不同风格的建筑。生物演化的特点就是零敲碎打,即兴发挥(Zimmer, 2006)。发育调控系统的模块性和集约化特

征、不同类群生物在器官发育程式和核心调控程序上表现出的相通性和保守性在一定程度上契合了这种以模块整合创新为基础的进化观点。

那么,是什么力量驱动了具有创新性质的“整合式样”的发生呢?毫无疑问,现存生物表现出来的绝大多数性状是“适应环境的”,是在长期进化过程中通过自然选择保留下来的,但这并不意味着这些性状是自然选择一手造就的(刘中扬等,2009)。生物体(包括单细胞生物)是由大量结构和功能元件组成的复杂系统,不同元件之间非线性的相互作用使生物体表现出复杂的功能和行为,仅仅依靠随机变异和自然选择能否在地球演化的历史时间中塑造出如此复杂多样并高度有序的生物现象是有争议的问题。愈来愈多的证据显示在生命过程的各个层次都存在自组织现象,即通过不同系统组分之间的相互作用自发形成高级的有序结构,这种结构的形成不由外在的设计所规定,而由系统内部固有的特性和相互作用关系决定。发育系统的自组织特性在分子层次主要通过发育调控网络中不同基因或功能模块的相互作用表现出来,不同组分之间通过调控关系建立相互关联并交换信息,每一个组分都受到一定的内在约束(intrinsic constraint)(Huang, 2004),必需相互协调共同选择进化方向,从而推动基因—基序—模块—网络层次结构的形成,每一个层次都可以看作是由前一个层次的组成元件通过相互作用而形成的高级有序结构。从这个角度讲,网络组分受到的内在约束是一种创造力而非抑制力,它防止系统稳定在一个随机的、无差别的状态,而发育系统和发育调控网络则基于其复杂的动力学性质表达出一种内在的不断发展、不断提高组织化和有序化程度的进化力(evolvability)。运用进化计算方法进行模拟分析的结果显示,虽然进化的根本原因是基因的小概率随机突变,但由于自组织和选择的作用,可以在很短的时间内建立高级的有序结构,不需要随机寻优所必须的漫长的搜索过程(卢欣等,2001)。因此,生物由简单到复杂的有序改变、生物系统演化过程中关键创新性状的发生可能是由基因随机突变、自组织作用和自然选择共同驱动的结果。

从进化-发育生物学角度,通过研究发育调

控网络和发育程式变异式样了解形态发生和创新性状发生的机理,推动了对生物进化过程动力学规律的探索,比单纯的形态比较更接近于对进化机制的考察(樊启昶和白书农,2002)。与此同时,对发育调控系统结构和变异式样的研究引导人们形成一个新的认识,即生物自身以自组织作用为基础表达着一种进化力,一种内在的发生变异并驱动有序结构形成的动力,这种内在的进化驱动力并非生物所特有,而是自然界不同类型非平衡动态系统的共同属性。以发育调控网络和发育系统为切入点,运用系统科学的思想和方法考察不同生命现象的发生机理,包括从简单到复杂器官的发生以及从低级到高级不同生物类群的分化,将有助于我们更全面深入地认识自然界生物进化发展的机制和动力。

〔参 考 文 献〕

- 樊启昶,白书农,2002. 发育生物学原理 [M]. 北京:高等教育出版社
- Alié A, Manuel M, 2010. The backbone of the post-synaptic density originated in a unicellular ancestor of choanoflagellates and metazoans [J]. *BMC Evolutionary Biology*, **10** (1): 34
- Arendt D, 2003. Evolution of eyes and photoreceptor cell types [J]. *International Journal of Developmental Biology*, **47** (7-8): 563—571
- Arendt D, Tessmar-Raible K, Snyman H *et al.*, 2004. Ciliary photoreceptors with a vertebrate-type opsin in an invertebrate brain [J]. *Science*, **306** (5697): 869—871
- Arendt D, Wittbrodt J, 2001. Reconstructing the eyes of *Urbilateria* [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **356** (1414): 1545—1563
- Babu MM, Luscombe, Aravind *et al.*, 2004. Structure and evolution of transcriptional regulatory networks [J]. *Current Opinion in Structural Biology*, **14** (3): 283—291
- Bolker JA, 2000. Modularity in development and why it matters to Evo-Devo [J]. *American Zoologist*, **40** (5): 770—776
- Brakefield PM, 2006. Evo-Devo and constraints on selection [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **21** (7): 362—368
- Bradshaw AD, 2006. Unravelling phenotypic plasticity: Why should we bother? [J]. *New Phytologist*, **170** (4): 644—648
- Buckingham M, Meilhac S, Zaffran S, 2005. Building the mammalian heart from two sources of myocardial cells [J]. *Nature Reviews Genetics*, **6** (11): 826—837
- Butland G, Peregrín-Alvarez JM, Li J *et al.*, 2005. Interaction network containing conserved and essential protein complexes in

- Escherichia coli* [J]. *Nature*, **433** (7025): 531—537
- Chow RL, Altmann CR, Lang RA *et al.*, 1999. Pax6 induces ectopic eyes in a vertebrate [J]. *Development*, **126** (19): 4213—4222
- Davidson EH, Erwin DH, 2006. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans [J]. *Science*, **311** (5762): 796—800
- Dusheck J, 2002. Evolutionary developmental biology: It's the ecology, stupid! [J]. *Nature*, **418** (6898): 578—579
- Dyke C, 1988. *The Evolutionary Dynamics of Complex Systems* [M]. New York: Oxford University Press
- Erwin DH, Davidson EH, 2009. The evolution of hierarchical gene regulatory networks [J]. *Nature Reviews Genetics*, **10** (2): 141—148
- Ferrier DEK, Holland PWH, 2001. Ancient origin of the *Hox* gene cluster [J]. *Nature Reviews Genetics*, **2** (1): 33—38
- Fraser HB, 2005. Modularity and evolutionary constraint on proteins [J]. *Nature Genetics*, **37** (4): 351—352
- Fraser HB, Hirsh AE, 2004. Evolutionary rate depends on number of protein-protein interactions independently of gene expression level [J]. *BMC Evolutionary Biology*, **4** (1): 13
- Ganfornina MD, Sánchez D, 1999. Generation of evolutionary novelty by functional shift [J]. *BioEssays*, **21** (5): 432—439
- Gilbert SF, 2000. *Developmental Biology* (6th ed.) [M]. Sunderland (MA): Sinauer Associates
- Halder G, Callaerts P, Gehring WJ, 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the *eyeless* gene in *Drosophila* [J]. *Science*, **267** (5205): 1788—1792
- Han JD, Bertin N, Hao T *et al.*, 2004. Evidence for dynamically organized modularity in the yeast protein-protein interaction network [J]. *Nature*, **430** (6995): 88—89
- Harada J, 1997. Seed maturation and control of germination [A]. In: Larkins BA, Vasil IK eds. *Cellular and Molecular Biology of Plant Seed Development* [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 545—592
- He JK, Deem MW, 2010. Hierarchical evolution of animal body plans [J]. *Developmental Biology*, **337** (1): 157—161
- Huang S, 2004. Back to the biology in systems biology: what can we learn from biomolecular networks? [J]. *Briefings in Functional Genomics and Proteomics*, **2** (4): 279—297
- Jacob F, 1977. Evolution and tinkering [J]. *Science*, **196** (4295): 1161—1166
- King N, Westbrook MJ, Young SL *et al.*, 2008. The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans [J]. *Nature*, **451** (7180): 783—788
- Kozmik Z, 2008. The role of *Pax* genes in eye evolution [J]. *Brain Research Bulletin*, **75** (2—4): 335—339
- Kuraku S, Meyer A, 2009. The evolution and maintenance of *Hox* gene clusters in vertebrates and the teleost-specific genome duplication [J]. *The International Journal of Developmental Biology*, **53** (5—6): 765—773
- Land MF, Nilsson DE, 2002. *Animal Eyes* [M]. New York: Oxford University Press
- Langdale JA, 2008. Evolution of developmental mechanisms in plants [J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, **18** (4): 368—373
- Lavoie H, Hogues H, Mallick J *et al.*, 2010. Evolutionary tinkering with conserved components of a transcriptional regulatory network [J]. *PLoS Biology*, **8** (3): e1000329
- Liu ZY (刘中扬), Li D (李栋), Zhu YP (朱云平) *et al.*, 2009. Progress in the evolutionary analysis of protein interaction networks [J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics* (生物化学与生物物理进展), **36** (1): 13—24
- Lu X (卢欣), Sun ZR (孙之荣), Li YD (李衍达), 2001. Self-organization and evolution: A simulated study [J]. *Acta Biophysica Sinica* (生物物理学报), **17** (1): 158—166
- McCune AR, Schimenti JC, 2012. Using genetic networks and homology to understand the evolution of phenotypic traits [J]. *Current Genomics*, **13** (1): 74—84
- Monteiro A, 2012. Gene regulatory networks reused to build novel traits [J]. *Bio-Essays*, **34** (3): 181—186
- Oakley TH, Cunningham CW, 2002. Molecular phylogenetic evidence for the independent evolutionary origin of an arthropod compound eye [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **99** (3): 1426—1430
- Page LR, 2012. Developmental modularity and phenotypic novelty within a biphasic life cycle; morphogenesis of a cone snail venom gland [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, **279** (1726): 77—83
- Pearson JC, Lemons D, McGinnis W, 2005. Modulating *Hox* gene functions during animal body patterning [J]. *Nature Reviews Genetics*, **6** (12): 893—904
- Peter IS, Davidson EH, 2011. Evolution of gene regulatory networks controlling body plan development [J]. *Cell*, **144** (6): 970—985
- Pires ND, Dolan L, 2012. Morphological evolution in land plants: new designs with old genes [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **367** (1588): 508—518
- Rosin FM, Kramer EM, 2009. Old dogs, new tricks; Regulatory evolution in conserved genetic modules leads to novel morphologies in plants [J]. *Developmental Biology*, **332** (1): 25—35
- Sanetra M, Begemann G, Becker MB *et al.*, 2005. Conservation and co-option in developmental programmes: the importance of homology relationships [J]. *Frontiers in Zoology*, **2** (1): 15
- Schlichting CD, Pigliucci M, 1995. Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms [J]. *Evolutionary Ecology*, **9** (2): 154—168
- Scotland RW, 2010. Deep homology: A view from systematics [J]. *Bio-Essays*, **32** (5): 438—449
- Shubin N, Tabin C, Carroll S, 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty [J]. *Nature*, **457** (7231): 818—823

- Srivastava D, Olson EN, 2000. A genetic blueprint for cardiac development [J]. *Nature*, **407** (6801): 221—226
- Sultan SE, 1992. Phenotypic plasticity and the neo-darwinian legacy [J]. *Evolutionary Trends in Plants*, **6**: 61—71
- Sultan SE, 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. *Trends in Plant Science*, **5** (12): 537—542
- Von Dassow G, Munro E, 1999. Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for Evo Devo [J]. *The Journal of Experimental Zoology*, **285** (4): 307—325
- Vopalensky P, Kozmik Z, 2009. Eye evolution: common use and independent recruitment of genetic components [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **364** (1531): 2819—2832
- Wells CL, Pigliucci M, 2000. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3** (1): 1—18
- Windig JJ, Lammar P, 1999. Evolutionary genetics of seasonal polyphenism in the map butterfly *Araschnia levana* (Nymphalidae: Lepidoptera) [J]. *Evolutionary Ecology Research*, **1** (7): 875—894
- Xie ZY, Li X, Glover BJ *et al.*, 2008. Duplication and functional diversification of *HAP3* genes leading to the origin of the seed-developmental regulatory gene, *LEAFY COTYLEDON1* (*LEC1*), in nonseed plant genomes [J]. *Molecular Biology and Evolution*, **25** (8): 1581—1592
- Zhang J (张剑), Xu GX (徐桂霞), Xue HY (薛皓月) *et al.*, 2007. Foundation and current progress of plant evolutionary developmental biology [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **24** (1): 1—30
- Zimmer C, 2006. A fin is a limb is a wing: how evolution fashioned its masterworks [J]. *National Geographic Magazine*, **210** (5): 110—135

※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※

《植物分类与资源学报》重要通知

为鼓励青年学子认真工作、刻苦钻研、出成绩、出成果，在此基础上不仅出文章，而且出好文章，《植物分类与资源学报》在主办单位中国科学院昆明植物研究所的大力支持下，自今年6月份开始，将每年举行一次优秀论文评选活动，目的在于鼓励写出有创新、有深度的好文章的青年学子。评选活动设一等奖1名（奖金3000元）、二等奖2名（奖金2000元）、三等奖3名（奖金1000元）、纪念奖10名（赠送本刊1979—2003年全年数据DVD一盘）。论文的评选以文章的原始专家审稿意见为基础，最后由《植物分类与资源学报》编委会进行最后审定。我们真诚的希望全国各科研机构的相关人员及大专院校的师生能积极参与我们的活动，为促进我国植物学科研成果的交流与传播尽我们的一份力量。今年论文的参选范围包括2012-01-01至2012-12-30所有发表的论文，以后每年均以一年内发表的论文为基础，次年1月底公布结果并进行颁奖。

特此通知！



2012-05-16